Acta zoológica lilloana 56 (1-2): 3–14, 2012

COMENTARIO

Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon

Jost, Lou[1]; José Antonio González-Oreja[2]*

[1] Vía a Runtún, Baños, Tungurahua, Ecuador, e-mail: loujost@yahoo.com

[2] Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Neiker-Tecnalia, Instituto Vasco de Investigación y Desarrollo Agrario, Parque Tecnológico Bizkaia, 812 L, 48160 Derio, España.

* Autor para correspondencia: e-mail: jgonzalez@neiker.net, jgonzorj@hotmail.com

➤ **Resumen** — El estudio de la biodiversidad forma parte de los intereses de numerosos biólogos, pero las herramientas matemáticas que aplican en su medida no siempre son las correctas para realizar inferencias sobre los cambios en la diversidad biológica, o sobre la importancia relativa de la diversidad dentro y entre grupos. Los índices de diversidad basados en la abundancia más utilizados en ecología, el índice de Shannon o el de Gini-Simpson, que combinan la riqueza de especies con su equitabilidad, son medidas legítimas de *algo* relacionado con la complejidad de las comunidades biológicas; pero no son directamente compatibles con las reglas de inferencia que utilizan los biólogos. En muchos casos, las conclusiones obtenidas a partir de su estudio no serán válidas. Además, no comparten unidades entre sí, ni con la riqueza de especies, por lo que sus valores no se pueden comparar directamente. Sin embargo, es posible convertirlos a una escala lineal de riqueza, y comparar unos con otros, calculando el número equivalente de especies: es decir, el número de especies igualmente comunes (equiprobables) que compondrían una comunidad con la misma complejidad que la indicada por la medida original. Tras esta conversión, todas las medidas habituales de complejidad de un mismo orden q tienen la misma fórmula: ${}^qD \equiv [\Sigma\ p_i^q]^{1/(1-q)}$. La medida de diversidad más adecuada, y la única que pondera a todas las especies según su importancia relativa, es el límite de esta expresión cuando q tiende a 1, que equivale a la exponencial del índice de Shannon: ${}^1D = e^{[-\Sigma pi \times \ln(pi)]}$. Mediante ejemplos, a lo largo del texto se explican las diferencias entre estas medidas de diversidad real y los índices de Shannon y Gini-Simpson sin convertir, y se ilustran las consecuencias que puede acarrear un uso inadecuado de los índices habituales. Para evaluar de modo adecuado los cambios espaciales y temporales en la diversidad de especies, y evitar errores de conservación con resultados potencialmente irreversibles, es importante utilizar métodos cuyas propiedades sigan las reglas de inferencia utilizadas. Los índices de Shannon y Gini-Simpson no cumplen este requisito, pero el número equivalente de especies sí.

Palabras clave: Biodiversidad, conservación, entropía de Shannon, equitabilidad, índice de Simpson, número equivalente de especies, números de Hill, riqueza.

➤ **Abstract** — «Measuring biological diversity: Beyond the Shannon index». The study of biodiversity is the concern of countless biologists, but the mathematical tools they use to measure it are not always adequate to make inferences about changes in biological diversity, or about the relative importance of within- and between-group diversity. The abundance-based diversity indices most used in ecology, the Shannon or Gini-Simpson indices, which combine both species richness and equitability, are genuine measures of *something* related to the complexity of biological communities; but they are not directly compatible with the rules of inference biologists apply to them. Conclusions based on them will often be invalid. They are also not in the same units as each other, or as species richness, so they cannot be compared across indices. Nevertheless, they can be converted to a linear species richness scale by taking their equivalent number of species, the number of equally common, equiprobable species needed to produce a community with the same complexity as that indicated by the original measure. After this conversion, measures can be directly compared with each other. All standard complexity measures of given order q have the same formula when con-

Recibido: 20/04/12 – Aceptado: 11/06/12

verted: ${}^{q}D \equiv [\Sigma\ p_i^{q}]^{1/(1-q)}$. The most useful diversity measure, and the only one that weighs all species exactly according to their relative contribution to the community, is the limit of this expression as q approaches 1, which equals the exponential of the Shannon index, ${}^{1}D = e^{[-\Sigma pi \times \ln(pi)]}$. Differences between true diversity measures and the unconverted Shannon and Gini-Simpson indices are highlighted by means of examples, and inappropriate use of standard indices is illustrated. In order to adequately assess spatial and temporal changes in biological diversity, and to avoid conservation mistakes with potentially irreversible consequences, it is important to use measures whose properties match the rules of inference used. Shannon and Gini-Simpson indices fail in this, but equivalent number of species succeeds.

Key words: Biodiversity, conservation, Shannon entropy, equitability, Simpson index, equivalent number of species, Hill numbers, richness.

INTRODUCCIÓN

Muchos estudiantes de biología, y muchos biólogos profesionales, encuentran apasionante estudiar la biodiversidad, es decir, la enorme variedad de patrones y procesos en los que se estructura el fenómeno de la vida, en sus diferentes escalas espaciales y temporales. ¿Quién de entre los lectores de este trabajo no ha sentido alguna vez «la llamada de la selva»? Nos referimos, por ejemplo, al estudio de los grandes primates de las junglas y selvas tropicales siempre verdes, muchos de ellos en peligro de extinción, que suelen protagonizar los vistosos documentales de *National Geographic*, *Discovery Channel*, o *Animal Planet*. Pero, igualmente, a las comunidades microbianas de los suelos agrícolas o forestales, que aún hoy pasan desapercibidas incluso para muchos biólogos, a pesar de ser tremendamente importantes por las funciones ecológicas que realizan en los ciclos biogeoquímicos de los elementos en la naturaleza; o la escasamente conocida biodiversidad ligada a las fumarolas volcánicas de las profundidades abisales de los grandes mares y océanos; o los *Passeriformes* de las ruidosas áreas verdes urbanas de la enorme Ciudad de México; o las plantas con flor de los prados de siega del caserío vasco, etc. De hecho, la biodiversidad está en cualquier parte, y en las más insospechadas (Wilson, 1994; Eldredge, 1998).

Hay muchas razones por las que dedicar el programa de investigación de toda una vida a esta pasión, probablemente tantas como investigadores, incluyendo la aplicación del conocimiento así generado a mejorar la gestión y la conservación de la propia biodiversidad. Algunos de nuestros colegas sienten que la biodiversidad forma parte de su vida en un sentido profundo, y piensan en nuevas y mejores formas de entender la diversidad biológica… del mismo modo en que realizan el acto de la respiración: inconscientemente. Sin embargo, reconozcámoslo de antemano, no todos los estudiantes de biología, ni todos los biólogos expertos, sienten la misma pasión… por las matemáticas. Así como Dobzhanski (1973) observó acertadamente que «Nada en biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución», otros han señalado que «Nada en biología tiene sentido sin un 'toque' de matemáticas» (Ranganath, 2003).

¿Qué ocurriría si las herramientas matemáticas con las que estudiamos la diversidad biológica, es decir, con las que medimos de alguna forma su magnitud, o establecemos criterios y prioridades de conservación, o evaluamos el impacto de problemas medioambientales tan «clásicos» como la contaminación por vertido de aguas residuales, o tan «de moda» como las especies invasoras o el cambio ambiental global, no fueran las adecuadas? ¿A qué conclusiones llegaríamos si el uso que hacemos de las medidas de diversidad no es compatible con las reglas que aplicamos para realizar inferencias válidas sobre el comportamiento de la propia diversidad biológica? ¿Podríamos estar, quizás, promoviendo de modo inconsciente la desaparición de la biodiversidad y la destrucción de los ecosistemas? Si así fuera, ¿no deberíamos agregar esa «pizca» de matemáticas, o modificar las «recetas» que

tenemos para medir y entender la diversidad? Como veremos a continuación, éstas no son preguntas retóricas.

Aunque cada vez se utilizan más otras formas (complementarias) de estudiar la diversidad biológica, los índices de diversidad siguen aplicándose en multitud de ocasiones, y no siempre de modo correcto. En este artículo revisamos algunos conceptos relacionados con el estudio de la diversidad biológica, e ilustramos el mal uso que se hace de los índices que más frecuentemente se emplean para medir la diversidad de especies dentro de las comunidades. Estos problemas afectan también a las medidas más populares de diversidad filogenética o funcional, y las soluciones son iguales a las que aquí mostramos. No discutiremos más este tema, pero el lector interesado puede consultar los recientes trabajos de Chao *et al.* (2010) y Leinster y Cobbold (2012).

LA DIVERSIDAD Y LOS ÍNDICES DE DIVERSIDAD

El Diccionario de la Real Academia Española explica que diversidad es «variedad, desemejanza, diferencia», y «abundancia, gran cantidad de varias cosas distintas». Diversidad es uno de esos términos generales que usamos en ecología para hacer referencia a algo más concreto: la complejidad presente en la estructura de una comunidad; o, con otras palabras, la presencia de diferencias entre los elementos que componen una «colección» o «ensamble» de especies (*assemblage*, sensu Fauth *et al.*, 1996). Según algunos autores, la diversidad resume, para variables cualitativas, lo que la varianza mide para variables cuantitativas. Desde un punto de vista estadístico, la diversidad de una comunidad biológica es una medida de la incertidumbre que hay a la hora de predecir la identidad de una especie de esa comunidad: otra forma de expresar la rareza media de las especies que la integran (Patil, 2002).

Los índices de diversidad de especies habitualmente utilizados son formas matemáticas más o menos sencillas de medir la complejidad de un conjunto de especies. Muchas de estas medidas suelen combinar dos elementos de la estructura de las comunidades, a saber: la riqueza (es decir, el número de especies) y la equitabilidad* (la abundancia relativa de las especies). Aunque cada medida pondera a las especies raras o abundantes de modo distinto, se suele asociar una alta diversidad con una alta riqueza, o con una alta equitabilidad, o con ambas características. En realidad, hay una enorme cantidad de medidas de diversidad «disponibles en la caja de herramientas», y todas miden algún aspecto relacionado con la complejidad en la composición o en la estructura de las comunidades, por lo que no es extraño estar «perdido» sobre las propiedades de unos y otros índices (tanto es así que algunos autores hablan de una «jungla» de diversidad; Ricotta, 2005), así como sobre el comportamiento de los índices ante los distintos factores que los modifican (Moreno, 2001; Magurran, 2004).

Los índices de diversidad de especies más frecuentemente utilizados por quienes miden la magnitud de la diversidad biológica son los siguientes:

Riqueza de especies:
$D_{rich} = S = \Sigma\, p_i^0$

(*) Sin pretender sentar cátedra en el uso del idioma, y aunque la Real Academia Española no lo incluye en su Diccionario, traducimos por equitabilidad el término inglés *evenness*, o *equitability*; de hecho, pensamos que equitabilidad (i.e., la abundancia relativa de las especies en el seno de una comunidad) puede ser la traducción más común de este concepto entre los lectores potenciales de nuestro artículo. Otra palabra que también se ha utilizado con profusión en la literatura ecológica con el mismo significado es equitatividad, aunque el Diccionario de la RAE tampoco la acepta. Quizás por estas razones otros autores han preferido usar, en estos casos, equidad (por ejemplo, Moreno, 2001); sin embargo, ninguno de los significados que el Diccionario recoge para equidad está relacionado con los índices que miden la diversidad.

Índice de Shannon:
$H_{Shannon} = - \Sigma\, p_i \times \log_b(p_i)$

Exponencial del índice de Shannon:
$D_{exp\ Shannon} = b^{H_{Shannon}}$

Índice de Gini-Simpson:
$H_{Gini\text{-}Simpson} = 1 - \Sigma\, p_i^2$

Inverso del índice de Gini-Simpson:
$D_{inv\ Gini\text{-}Simpson} = 1/\ (1 - H_{Gini\text{-}Simpson}) = 1/\Sigma\, p_i^2$

En estas expresiones, p_i es la abundancia relativa de la especie i, es decir, la abundancia de la especie i dividida entre la suma de las abundancias de las S especies que componen la comunidad; $\log_b(p_i)$ es el logaritmo en base b de p_i; y la sumatoria (Σ) se extiende a las S especies. Para calcular el índice de Shannon, generalmente se toman logaritmos naturales ($\ln(p_i)$, cuya base es el número e = 2,71828…), pero también son válidas otras bases, como 2 ó 10. En función de la base de los logaritmos utilizada, el índice de Shannon se expresa en unas unidades o en otras (v.g., *nats*, cuando la base es el número e; *bits*, cuando la base es 2; y *decits*, cuando la base es 10), aunque es mucho más frecuente ver expresiones como H = 1,95 o H = 2,39 (sin unidades). Por ello, siempre es necesario indicar qué base de logaritmos hemos utilizado en los cálculos. De hecho, una de las fuentes de error más habituales al comparar índices de diversidad de especies radica en que se toman índices que fueron calculados usando logaritmos con distinta base (Feinsinger, 2004). A veces puede interesarnos convertir un índice de Shannon calculado con una base a su valor calculado con otra, lo que se puede hacer fácilmente mediante factores de multiplicación (véase, por ejemplo, Zar, 1999: 42).

Tal y como se aplican en ecología, los índices anteriores son medidas legítimas de *algo* relacionado con la complejidad o diversidad de las comunidades, pero no todas son medidas de diversidad real, y no todas son compatibles con la forma de razonar de los biólogos que las utilizan en estudios de biodiversidad. Por ejemplo, el índice de Shannon es una medida de la entropía que está presente en un sistema, o de la incertidumbre asociada con el resultado de un proceso; por ello, el índice de Shannon es una medida razonable de la complejidad biológica, pero no es la diversidad *per se*. Como veremos a lo largo de este texto, es necesario distinguir claramente entre la entropía de un sistema cualquiera y el número equivalente de elementos con la misma abundancia que componen dicho sistema, pues es este último concepto el que está más ligado a la diversidad biológica (José, 2006, 2007). Un ejemplo permitirá entender esta idea**.

Imaginemos una comunidad A con un número S de especies, todas ellas con la misma abundancia (es decir, en A, p_i es una constante, y vale 1/S). Es razonable afirmar que, si las especies son igualmente abundantes (es decir, si son equiprobables), una comunidad B con el doble de especies que A (2S) tiene una diversidad de especies dos veces mayor que A. Vemos que, cuando todas las especies son igual de abundantes, la diversidad (D) es proporcional a la riqueza de especies (S): $D \propto S$. Si fijamos una constante de proporcionalidad entre S y D igual a la unidad, tenemos que, cuando todas las especies son igual de abundantes, D = S; por ello, la comunidad A tiene una diversidad D = S, mientras que en la comunidad B se cumple que D = 2S. Ahora bien, el índice de diversidad de Shannon medido en la comunidad B no es el doble del valor medido en la comunidad A***. Así, si S = 5, $H_{Shannon}(A)$

(**) Para más detalles y ejemplos en el mismo sentido, el lector interesado puede consultar la página web «Mathematical Biology Articles by Lou Jost»: http://www.loujost.com

(***) Se puede demostrar que, cualquiera que sea la abundancia de las especies en una comunidad, siempre que sean equiprobables, $H_{Shannon} = \log(S)$. Del mismo modo, siempre que las especies tengan las mismas abundancias, $H_{Gini\text{-}Simpson} = 1 - (1/S)$. Haremos uso de estas equivalencias a lo largo del texto.

= 1,609; por otro lado, 2S = 10, por lo que $H_{Shannon}(B)$ = 2,303 (tomando logaritmos naturales). Está claro que 2,303 no es el doble de 1,609. En realidad, el valor numérico del índice de Shannon mide la incertidumbre en la identidad de las especies que componen una comunidad, pero no responde de modo lineal a la noción intuitiva de diversidad de un sistema que hemos considerado al inicio de este párrafo.

Aún así, si persistimos en considerar que el índice de Shannon es una buena medida de la diversidad (pero no es *la* diversidad misma), podemos pensar que todas las comunidades que presentan el mismo valor del índice (siempre que se haya calculado con la misma base de los logaritmos) son equivalentes respecto a su diversidad; es decir, se crean clases de equivalencia entre comunidades que comparten un mismo índice de Shannon. Por lo menos teóricamente, en cada una de estas clases hay una comunidad cuyas especies son todas igualmente comunes (como hemos supuesto en los ejemplos anteriores); en esta comunidad imaginaria, la diversidad real (D) será igual al número de especies (S), mientras que todas las demás comunidades biológicas de la misma clase (i.e., con el mismo valor del índice $H_{Shannon}$) compartirán la misma diversidad de especies. Entonces, calcular la diversidad de especies de una comunidad cualquiera es lo mismo que determinar a qué comunidad compuesta por especies con abundancias iguales resulta equivalente; es decir, equivale a encontrar una comunidad de referencia (formada por especies igualmente comunes) con la misma diversidad que la comunidad de interés. Un poco de álgebra elemental muestra que, para el índice de Shannon calculado con logaritmos naturales, podemos calcular el número de especies igualmente comunes que integran una comunidad cualquiera como $D = \exp(H_{Shannon}) = e^{H_{Shannon}}$. Jost (2006, 2007) presenta una tabla que permite convertir índices de diversidad (como las medidas de complejidad o entropía) a medidas de diversidad. En todo caso, el valor D es el número equivalente de especies igualmente comunes de una comunidad (que también se ha llamado número efectivo de especies; MacArthur, 1965), y es una medida correcta de su diversidad.

MEDIDAS DE DIVERSIDAD DE ORDEN Q, Y NÚMERO EQUIVALENTE DE ESPECIES

Muchos de los índices propuestos en la bibliografía para medir la complejidad de una comunidad son funciones que incluyen el sumatorio $\Sigma\, p_i^q$ (o son los límites matemáticos de expresiones similares cuando el exponente q tiende a la unidad; Jost, 2006). Si, como acabamos de hacer para el índice de Shannon, obtenemos el algoritmo general que permite convertir valores de entropía en valores de diversidad, se logra la siguiente expresión:

Ec. [1] $$^{q}D \equiv [\Sigma\, p_i^{q}]^{1/(1-q)}$$

Los resultados de esta expresión, con distintos valores de q (i.e., q = 0, 1, 2), son los «números de Hill» (véase, por ejemplo, Magurran, 2004). La Ec. [1] muestra la unidad fundamental de la mayor parte de las medidas de diversidad y, además, exhibe las propiedades matemáticas que son deseables en una medida correcta de la diversidad (Jost, 2006, 2007). Al superíndice de D, y exponente de p_i, q, se le conoce como orden de la diversidad. Se puede demostrar que, para todos los índices de diversidad que son funciones matemáticas del tipo presentado en la Ec. [1], la diversidad D depende tan sólo del orden q y de los valores p_i, y no de la forma algebraica que adopte el índice concreto que utilicemos para medir la diversidad. Esto implica que, cuando calculamos la diversidad de especies de una comunidad, no importa el índice concreto que utilicemos para realizar el cálculo, siempre y cuando todas las expresiones sean del mismo orden, q: todos los valores serán expresiones del mismo número equivalente de especies igualmente comunes, D. De hecho, Jost (2006, 2007) propone que los índices de diversidad tradicionalmente calculados son totalmente superfluos; sólo sus números equivalentes de especies igualmente comunes tienen

significado real como medidas de la diversidad (véase, también, Jost, 2009). Dado que éstos pueden calcularse de un modo mucho más elegante a partir de la Ec. [1], como «números de Hill», no hay razón para calcular primero índices de diversidad, como la entropía de Shannon o el índice de Gini-Simpson, y convertirlos después en medidas de diversidad, como D.

El orden q de una medida de diversidad D indica su mayor o menor sensibilidad a la rareza de las especies. La diversidad de orden cero (q = 0: ^{0}D) resulta completamente insensible a las diferencias en las abundancias relativas de las especies, y se conoce mejor con el nombre de riqueza de especies. La riqueza pondera a todas las especies con el mismo rasero; es decir, todas suman lo mismo al valor del índice, lo que no siempre es lo más adecuado, como cuando unas especies son mucho más abundantes que otras. Por ejemplo, entre muchas otras posibilidades, una comunidad con 50 especies y 500 individuos en total puede estar compuesta (a) por especies con la misma abundancia [*i.e.*, todas las especies con 10 individuos], o también (b) por una única especie muy abundante y el resto muy raras [*i.e.*, 1 especie con 451 individuos, y las 49 especies restantes con sólo 1 individuo cada una]. En ambos casos, la riqueza es la misma: 50 especies. Pero, en la primera comunidad, la diversidad de especies es máxima para una comunidad de esa riqueza ($H_{Shannon}(a) = \ln(50) = 3{,}912$), mientras que en la segunda es sustancialmente menor ($H_{Shannon}(b) = 0{,}8138$). ¿Cómo entender el significado de estos números y la magnitud de su diferencia? Podríamos pensar que la diversidad en la primera comunidad es unas 4,8 veces mayor que en la segunda [$H_{Shannon}(a)/H_{Shannon}(b)$]. Pero, para apreciar realmente la diferencia en diversidad, no debemos prestar atención a los valores brutos $H_{Shannon}$, sino a sus números equivalentes de especies. En el primer caso, el número equivalente de especies es $^{1}D(a) = \exp(H_{Shannon}(a)) = 50$ (un resultado lógico, pues las 50 especies que componen la comunidad son igualmente comunes); en el segundo caso, $^{1}D(b) = \exp(H_{Shannon}(b)) = 2{,}018$. Por lo tanto, la diversidad de especies en la comunidad 2, medida como el número equivalente de especies, es 24,78 veces menor que en la comunidad 1 [*i.e.*, $^{1}D(a)/\,^{1}D(b)$]; en lugar de estar compuesta por 50 especies equiprobables, es como si estuviéramos ante una comunidad con sólo algo más de 2 especies con una misma abundancia.

Todos los valores q < 1 ponderan más a las especies raras según su abundancia en la comunidad de interés, mientras que todos los valores q > 1 dan mayor importancia a las especies comunes. Sólo hay un valor q que da a todas las especies un peso igual a su abundancia relativa, sin favorecer o penalizar ni a las especies raras ni a las frecuentes: q = 1. En realidad, la Ec. [1] no está definida para q = 1, pero su límite sí existe, y vale:

Ec. [2] $$^{1}D = \exp[-\Sigma\, p_i \times \ln(p_i)] = \exp(H_{Shannon}) = e^{H_{Shannon}}$$

Esta expresión ya la conocemos, pues es la exponencial de la entropía de Shannon cuando se utilizan logaritmos naturales, que hemos utilizado más arriba para calcular el número equivalente de especies de una comunidad cuando su complejidad se mide por el índice de Shannon. Resulta impresionante que la célebre ecuación que mide la entropía de Shannon, tan utilizada en ecología, no sea algo que los biólogos hemos tomado prestado de otras ciencias, sino que se obtiene de modo natural desde el razonamiento sobre la biodiversidad. Nótese que el índice de Gini-Simpson, $H_{Gini\text{-}Simpson} = 1 - \Sigma\, p_i^2$, es una medida de la diversidad de orden q = 2, y que su número equivalente de especies se puede obtener mediante $1/(1 - H_{Gini\text{-}Simpson})$, o lo que es lo mismo, $1/\Sigma\, p_i^2$ (es decir, el inverso del índice de Gini-Simpson).

APLICACIONES: ÍNDICES DE COMPLEJIDAD ≠ DIVERSIDAD BIOLÓGICA

Las diferencias aquí expuestas entre diversidad biológica y medidas de complejidad

de las comunidades biológicas (o incertidumbre, como la entropía) no son meramente semánticas, y no reconocerlas puede acarrear consecuencias indeseadas en campos de investigación aplicada relacionados con la medida de la diversidad biológica y sus cambios, como la biología de la conservación y la evaluación de los impactos ambientales (Jost, 2009). Es importante observar que estos problemas son más graves en áreas de elevada biodiversidad; es el caso, por ejemplo, de los ecosistemas complejos de países situados en latitudes tropicales de América Latina. Es más, los índices de diversidad tradicionalmente utilizados se propusieron en tiempos en los que los ecólogos cuantitativos aún trabajaban principalmente en países situados en latitudes templadas; no es descabellado pensar que, por ello, no se dieron cuenta de la magnitud del problema, o le restaron importancia.

Afortunadamente, la mejor forma de evitar estos problemas es convertir las medidas de entropía derivadas de los índices de diversidad ($H_{Shannon}$, $H_{Gini\text{-}Simpson}$) en medidas de diversidad (D). O, mejor aún, calcular directamente las medidas de diversidad (mediante las Ec. [1] y [2]).

1. El meteorito asesino

Como un primer ejemplo imaginario, supongamos que un continente completo con una riqueza total de 1×10^6 especies, todas ellas igualmente abundantes, es alcanzado por un meteorito que colisiona súbitamente con la Tierra; y admitamos también que, como resultado del impacto, desaparece exactamente el 99,9% de las especies del continente, dejando tan sólo una pequeña fracción (1×10^3 especies, el 0,1% del valor inicial). Claramente, la diversidad biológica del continente ha sufrido una reducción drástica, casi total, que muchos biólogos y ecólogos de la conservación juzgarían sin duda como catastrófica. En buena lógica, sería de esperar que los índices que usamos para medir la biodiversidad nos llevasen a la misma conclusión. De lo contrario, ¿cómo podemos esperar que esos mismos índices puedan detectar cambios en la biodiversidad muchísimo más sutiles cuando los aplicamos a otras situaciones «más mundanas»?

Si analizamos el cambio en la riqueza de especies, vemos que su comportamiento es exactamente éste: después del impacto hay sólo 1000 especies, que es el 0,1% del total antes del encuentro con el meteorito. Sin embargo, los índices de diversidad normalmente utilizados, como Shannon o Gini-Simpson, no conducen a la misma conclusión. El índice de Shannon calculado tomando logaritmos naturales desciende desde ${}^1D = 13{,}81$ antes del impacto a 6,91 después, lo que se podría interpretar como una pérdida de «sólo» el 50% en la diversidad del continente antes y después del meteorito ($100 \times 6{,}91/13{,}81$). La situación es aún peor si expresamos el cambio en la diversidad mediante el índice de Gini-Simpson, pues desciende desde 0,999999 a 0,999, una pérdida que aparenta ser «totalmente despreciable»… ¡aunque se hayan extinguido 999.000 especies del 1.000.000 inicial! Un ecólogo que utilizase el índice de Gini-Simpson para medir las consecuencias sobre la biodiversidad que acarrea el choque del meteorito, un meteorito que acabó con el 99,9% de la diversidad biológica del continente, concluiría de modo completamente erróneo que su efecto fue despreciable, pues sólo provocó una reducción del 0,1% en el valor de dicho índice.

Los índices de Shannon y Gini-Simpson, *per se*, son pobres herramientas con las que juzgar los efectos que las catástrofes naturales o las actividades humanas causan en la biodiversidad, y por extensión para evaluar los cambios espaciales y temporales en la propia diversidad. Ahora bien, si convertimos los valores de los índices en números equivalentes de especies, entonces el análisis se aclara y concuerda con el razonamiento intuitivo: la pérdida de biodiversidad del 99,9%. Como ya sabemos, la entropía de Shannon equivale a un número equivalente de especies $\exp(H_{Shannon})$; por ello, antes del impacto la diversidad en el continente era ${}^1D = \exp(13{,}81) \sim 1 \times 10^6$ especies, mientras que después del impacto $D = \exp(6{,}91) \sim 1 \times 10^3$ especies; esto confirma una pérdi-

da de diversidad del 99,9%. Se llega a la misma conclusión calculando el cambio en el número equivalente de especies según el índice de Gini-Simpson. Es importante señalar que la validez general del ejemplo no depende del hecho de que las especies sean igualmente comunes, aunque la exactitud de los valores comparados desaparece.

2. El desastre del *Unsinkable Bigarrena*

Pero no seamos tan catastrofistas como para proponer un escenario de pérdida casi total de la biodiversidad. Imaginemos que, tras un competido concurso de méritos, un equipo de biólogos marinos de la Universidad local ha sido contratado por la Autoridad competente para realizar una evaluación del impacto generado en las comunidades costeras de animales invertebrados del intermareal rocoso tras el vertido «accidental» de grandes volúmenes de crudo desde el enorme buque petrolero *Unsinkable Bigarrena*. Imaginemos también que, tras invertir un elevado presupuesto, y como resultado de un duro trabajo de campo en condiciones no siempre agradables (por ejemplo, bajas temperaturas, pendientes expuestas, fuerte oleaje, etc.), han logrado determinar que el índice de Shannon antes del vertido era $H_{Shannon}(1) = 4{,}5$, mientras que después $H_{Shannon}(2) = 4{,}1$. Supongamos, además, que un contraste estadístico de la diferencia entre estos dos valores, quizás mediante una prueba de la t para índices de Shannon (Zar 1999), resulta estadísticamente significativo al valor habitual del 5% (es decir, $P < 0{,}05$). Entonces, si nuestro equipo de biólogos entregase un elaborado informe en el que concluyese, «científicamente», que el vertido no ha tenido un notable impacto, pues la diversidad sólo ha descendido «ligeramente» [en realidad, los índices de Shannon han disminuido sólo un 8,9%; i.e., $100 \times (4{,}5 - 4{,}1)/4{,}5$], sería claramente una forma errónea y desafortunada de evaluar la magnitud del impacto sobre la diversidad biológica… y un despilfarro del dinero que la entidad financiadora destinó al proyecto de investigación.

Es mucho más informativo abordar el análisis mediante el estudio de la diversidad real antes y después del vertido (es decir, del número equivalente de especies; D). Si antes del vertido $H_{Shannon}(1) = 4{,}5$, entonces $D = 90$; después del vertido, con $H_{Shannon}(2) = 4{,}1$, $D \sim 60$. De este modo, es fácil apreciar que el impacto del vertido no es pequeño, sino mucho mayor, pues ha provocado una pérdida de biodiversidad que equivale al 33,3% (i.e., $100 \times (90 - 60)/90$).

En realidad, el tamaño del efecto (en este caso, la magnitud de la diferencia en índices de diversidad) no tiene relación con su significación estadística, pues es posible inferir un valor *P* muy significativo a partir de muestras muy grandes, aunque el efecto sea de tamaño diminuto.

3. Nuevo *resort* en la «Riviera Maya»

Pongamos un último ejemplo. Imaginemos que un archipiélago en la espectacular y casi paradisíaca «Riviera Maya», del mar Caribe de México, está formado por 20 islas pequeñas, amenazadas por la construcción de un ambicioso complejo hotelero ligado al turismo *all inclusive* promovido por «agresivas» compañías de España. Por simplificar, imaginemos también que cada isla tiene el mismo número de individuos y el mismo número de especies; por lo tanto, cada isla atesora la misma cantidad de diversidad biológica.**** Admitamos, además, que no hay especies compartidas entre las islas, por lo que cada isla contribuye con una porción única a la diversidad total del archipiélago. Y pongamos esta vez que las especies no son igualmente abundantes, sino que presentan las abundancias relativas encontradas en realidad entre los árboles de la Isla de Barro

(****) Por lo menos, en este nivel de análisis, de medidas de la diversidad que se pueden denominar *species-neutral*. Es decir, que consideran sólo las diferencias en las abundancias relativas de las especies, pero no otras propiedades como sus relaciones filogenéticas o sus funciones ecológicas (Jost, 2009).

Colorado, en Panamá, bien conocida entre los ecólogos. ¿Cuántas islas deberíamos proteger si quisiéramos conservar por lo menos la mitad de la diversidad biológica del archipiélago?

Intuitivamente, con las premisas que acabamos de presentar, la respuesta correcta es: 10 islas, pues cada una contribuye del mismo modo al total. ¿Qué medidas de diversidad conducen a esta misma respuesta? Veamos. Si la riqueza en cada isla es S = 300 especies, entonces la riqueza total del archipiélago es 20 islas × 300 especies/isla = 6.000 especies; así, protegiendo 10 islas, podríamos conservar la mitad de la diversidad, 3.000 especies. Es decir, si la diversidad se mide en términos de número de especies, y el número de especies es igual en cada isla, considerando la riqueza obtenemos la respuesta intuitivamente correcta. Pero la entropía de Shannon y el índice de Gini-Simpson no conducen a esta misma respuesta. Midiendo la diversidad de cada isla mediante el índice de Shannon, vemos que en cada isla $H_{Shannon} = 3{,}96$, mientras que en todo el archipiélago se cumple que $H_{Shannon} = 6{,}95$ (podemos calcular el índice de Shannon para todo el archipiélago sumando las abundancias de todas las especies de todas las islas, y calculando después la diversidad del conjunto). Recordemos que nuestra misión es conservar la mitad de la diversidad; si igualamos esto con 6,95/2 = 3,48, obtenemos un valor que es *menor* que el índice de Shannon de una única isla. Parece que podríamos conservar la mitad de la «biodiversidad» de todo el archipiélago… protegiendo sólo 1 de las 20 islas. No cabe duda de que, en buena lógica, los biólogos de la conservación encontrarían este resultado absurdo.

El índice de Shannon no captura lo que los biólogos de la conservación entienden por diversidad. Pero es que con el índice de Gini-Simpson la situación es aún peor. Según el índice de Gini-Simpson, cada isla tiene un valor de «diversidad» $H_{Gini\text{-}Simpson} = 0{,}951$, mientras que la diversidad de todo el archipiélago es $H_{Gini\text{-}Simpson} = 0{,}998$. Da la sensación de que podríamos proteger hasta el 95% de la «diversidad» de las 20 islas protegiendo solamente 1, aun cuando todas y cada una de las islas son totalmente diferentes e igualmente diversas. Tal y como está presentado, este análisis (que podría haber sido hecho por un equipo de biólogos «expertos» y «competentes») sería una excelente herramienta de propaganda para las «agresivas» compañías turísticas que pretenden construir en el archipiélago y tratan de justificar el «desarrollo económico» en 19 de las 20 islas. Pero, claramente, no debería ser el modo de pensar de los biólogos y ecólogos de la conservación preocupados por la diversidad biológica del archipiélago del ejemplo.

4. Tres ejemplos reales

Podría parecer que estos tres ejemplos imaginarios, quizás extremos en sus valores, tienen sólo fines didácticos y que ilustran escenarios difíciles de encontrar en la realidad. Sin embargo, cálculos similares a estos, que implican proporciones directas entre índices de diversidad de especies, se encuentran en realidad en las publicaciones recientes de varios investigadores (véase, también, Moreno *et al.*, 2011). Por ejemplo, *(i)* Dogra *et al.* (2009) analizaron el impacto de tres especies de plantas invasoras sobre la diversidad florística de la vegetación de Shivalik (en Himachal Pradesh, India). Para ello, contrastaron los valores del índice de Shannon (calculado con logaritmos binarios) medidos en sitios invadidos por *Ageratum conyzoides*, *Lantana camara* o *Parthenium hysterophorus*, con los valores obtenidos en sitios comparables pero no invadidos por tales especies (sitios 'control'). La diversidad de especies fue menor en todos los sitios invadidos que en los sitios control: según los autores, un 39,62% menor en el caso de sitios invadidos por *A. conyzoides* (i.e., $H_{Shannon} = 1{,}89$ *vs.* 3,13), un 41,03% en el caso del invasor *L. camara* (2,07 *vs.* 3,51) y un 41,26% en el caso de *P. hysterophorus* (1,68 *vs.* 2,86). Sin embargo, tras convertir estos índices de Shannon a sus números equivalentes de especies (calculados mediante la Ec. [2]), las

diferencias cambian: la diversidad de especies en las comunidades invadidas por *A. conyzoides*, *L. camara* y *P. hysterophorus* fue, respectivamente, un 57,64%, un 55,86% y un 63,13% menor que la de comunidades comparables pero no invadidas. La interpretación de estos nuevos valores en las diferencias de diversidad real no corresponde a los autores del presente artículo. En otro estudio, *(ii)* Pedraza *et al.* (2010) analizaron los cambios estacionales en la composición, estructura y diversidad de las comunidades de coleópteros del bosque mesófilo de montaña de Tlanchinol (en Hildago, México). Durante la temporada de secas, con ausencia de precipitaciones, la diversidad de especies, medida como el índice de Shannon (que asumimos calculado con logaritmos naturales), fue $H_{Shannon} = 4{,}57$, mientras que durante la temporada de lluvias fue $H_{Shannon} = 4{,}01$. Los autores señalaron que el primer valor es «apenas mayor» que el segundo, y la proporción entre los índices de Shannon parece corroborar esta observación ($14\% = 100 \times 4{,}57/4{,}01$). Sin embargo, si se expresan estos valores como números equivalentes de especies, la imagen cambia: la diferencia entre la diversidad de especies en la época de secas y la de lluvias no es del 14%, sino del 75% ($100 \times 96{,}6/55{,}2$); una diferencia «sustancialmente mayor». Finalmente, *(iii)* Souza *et al.* (2010) analizaron el efecto que produce la eliminación de plantas dominantes de los géneros *Solidago* y *Verberina* en la estructura de las comunidades vegetales en las cuales habitan. Al comparar con parcelas 'control' (sin eliminación), la diversidad de especies, medida como el índice de Shannon (logaritmos naturales), fue mayor en las parcelas experimentales: según los autores, 20% mayor en el caso de *Solidago* y 30% mayor en el caso de *Verberina*. En realidad, tras convertir los índices de Shannon a sus números equivalentes de especies, las diferencias de diversidad entre las parcelas experimentales y control fueron menores: en este caso, sólo un 10,5% mayor al eliminar *Solidago* y un 15% mayor al eliminar *Verberina*.

Si, después de leer estos ejemplos reales, aún hay duda sobre cuáles son las conclusiones correctas (i.e., los valores obtenidos por los autores de cada estudio, comparando medidas tradicionales de diversidad, *vs.* los que nosotros hemos logrado, expresando la diversidad en números equivalentes de especies), el lector puede volver a leer los ejemplos idealizados que hemos tratado previamente. Quedará claro entonces que los números equivalentes, y no las medidas tradicionales, permiten obtener las conclusiones correctas.

CONCLUSIÓN

Quizás por razones como éstas, muchos biólogos y ecólogos (incluido uno de los autores del presente trabajo; véase, por ejemplo, González Oreja *et al.*, 2010a, 2010b) han adoptado en su investigación medidas de diversidad de especies que no dan cuenta de la abundancia relativa ni de la frecuencia de las especies que integran las comunidades, aún disponiendo de datos de abundancia (o frecuencia, o cobertura, o cualquier otra forma de medir la heterogeneidad en la importancia relativa de las especies en la comunidad). Éste es un resultado desafortunado, pues los cambios en las abundancias relativas de las especies son mucho más informativos que los cambios en la simple presencia-ausencia. En muchas situaciones relacionadas con la evaluación del impacto de las actividades humanas sobre los sistemas biológicos, como tras la introducción de una especie exótica, o después de un incendio, o como resultado de un vertido tóxico, el efecto final puede ser un descenso en la abundancia de algunas especies de la comunidad, pero sin llegar a provocar la desaparición total de ninguna de ellas. Estos desastres pueden acarrear un efecto pequeño, o incluso nulo, sobre la diversidad biológica medida como número de especies, mientras que otras medidas más sensibles a las frecuencias relativas de las especies pueden poner de manifiesto las verdaderas consecuencias. Es más, aunque queda fuera del interés principal de este artículo, lo cierto es

que una situación similar se da en el análisis de la diversidad genética de las poblaciones y la diferenciación genética entre (sub) poblaciones. En realidad, la medida más utilizada hasta la fecha para expresar la diversidad genética de una población (i.e., la heterocigosidad), y las medidas de diferenciación genética entre las poblaciones que se derivan de ella (como G_{ST} o F_{ST}), no son otra cosa que meros disfraces bajo los que se esconde un viejo conocido: el índice de Gini-Simpson. Confundir la medida de la diversidad genética mediante el índice de Gini-Simpson con la diversidad genética *per se* acarrea consecuencias que van más allá de las aplicaciones de la genética de la conservación, pues se interpreta de modo erróneo la importancia de los procesos que causan y dan forma a la propia diversidad genética. En este sentido, se puede afirmar que la genética de poblaciones ha discurrido por caminos equivocados durante más de 50 años, pues no ha habido correspondencia entre los índices aplicados para medir la diversidad genética y las reglas utilizadas para realizar inferencias en esta área del conocimiento (Jost, 2008, 2009).

Como resultado de haber confundido distintos aspectos de la estructura y complejidad de los sistemas biológicos, y de haber intercambiado el significado de conceptos que no son sinónimos, el estudio de la diversidad biológica puede llegar a verse hoy día como una verdadera «jungla», donde abundan «trampas» en las que es fácil caer. Sin embargo, el área de estudio no es por sí misma confusa, ni «difusa», ni «infusa». Deberíamos tratar de aplicar aquellas medidas de la diversidad que se comportan de modo razonable frente a situaciones como las consideradas a lo largo del texto (Jost, 2006, 2007; Jost *et al.*, 2010). La salud de los ecosistemas, inferida a partir del estudio de la diversidad biológica, está mejor reflejada en medidas que incorporan las diferencias en las abundancias relativas de las especies.

Por todo ello, para evitar errores de conservación con resultados potencialmente irreversibles, pensamos que los ecólogos y los biólogos de la conservación no deberían abandonar los índices de diversidad que consideran tanto a la riqueza como la abundancia. Dicho lo cual, nos parece adecuado terminar con la siguiente lección: «¡Expresemos la diversidad en números equivalentes de especies!».

AGRADECIMIENTOS

Los comentarios que hicieron dos revisores anónimos, y la Editora de *Acta Zoologica Lilloana*, a una versión previa del texto contribuyeron a centrar nuestra atención en algunos puntos que era necesario mejorar.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Chao, A., Chiu, C.-H. y Jost, L. 2010. Phylogenetic diversity measures based on Hill numbers. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 365: 3599-3609.

Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. The American Biology Teacher, 35: 125-129.

Dogra, K. S., Kohli, R. K. y Sood, S. K. 2009. An assessment and impact of three invasive species in the Shivalik hills of Himachal Pradesh, India. International Journal of Biodiversity and Conservation, 1 (1): 4-10.

Eldredge, N. 1998. Life in the Balance. Humanity and the Biodiversity Crisis. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J. y Van Buskirk, J. 1996. Simplifiying the jargon of community ecology: a conceptual approach. The American Naturalist, 147: 282-286.

Feinsinger, P. 2004. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. FAN, Santa Cruz de la Sierra.

González Oreja, J. A., De la Fuente Díaz Ordaz, A. A., Hernández Santín, L., Buzo Franco, D. y Bonache Regidor, C. 2010a. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. Animal Biodiversity and Conservation, 33.1: 31-45.

González Oreja, J. A., Garbisu, C., Mendarte, S., Ibarra, A. y Albizu, I. 2010b. Assessing the performance of nonparametric estimators of species richness in meadows. Biodiversity and Conservation, 19 (5): 1417-1436.

Jost, L. 2006. Entropy and diversity. Oikos, 113: 363-375.

Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. Ecology, 88: 2427-2439.

Jost, L. 2008. G_{ST} and its relatives do not measure differentiation. Molecular Ecology, 17: 4015-4026.

Jost, L. 2009. Mismeasuring biological diversity: response to Hoffmann and Hoffmann (2008). Ecological Economics, 68: 925-928.

Jost, L., DeVries P., Walla T., Greeney H., Chao, A. y Ricotta, C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. Diversity and Distributions, 16: 65-76.

Leinster, T. y Cobbold, C. A. 2012. Measuring diversity: the importance of species similarity. Ecology, 93: 477-489.

MacArthur, R. 1965. Patterns of species diversity. Biological Reviews, 40: 510-533.

Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing, Malden.

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la diversidad biológica. Vol. 1. M & T – Manuales y Tesis. SEA, Zaragoza.

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. Revista Mexicana de Biodiversidad, 82: 1249-1201.

Patil, G. P. 2002. Diversity profiles. En: A. H. El-Shaarawi y W. W. Piegorsch (eds.), Encyclopedia of Environmetrics. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 555-561.

Pedraza, M. C., Márquez, J. y Gómez-Anaya, J. A. 2010. Estructura y composición de los ensamblajes estacionales de coleópteros (Insecta: Coleoptera) del bosque mesófilo de montaña en Tlanchinol, Hidalgo, México, recolectados con trampas de intercepción de vuelo. Revista Mexicana de Biodiversidad, 81: 437- 456.

Ranganath, H. A. 2003. Nothing in biology makes sense without the flavour of mathematics. Resonance, 49-56.

Ricotta, C. 2005. Through the jungle of biological diversity. Acta Biotheoretica, 53: 29-38.

Souza, L., Weltzin, J. F. y Sanders, N. J. 2010. Differential effects of two dominant plant species on community structure and invasibility in an old-field ecosystem. Journal of Plant Ecology, 3:1-9. doi: 10.1093/jpe/rtq027.

Wilson, E. O. 1994. La Diversidad de la Vida. Crítica. Barcelona.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey, 4th ed.